

Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela

Miguel F. Acevedo^{1,4*}, Susan Monteleone², Michele Ataroff³ y Carlos A. Estrada³

¹Department of Geography and Institute of Applied Sciences,
University of North Texas. Denton, Texas 76203, EE.UU.

²Biology Department, Lindsey Wilson College. Columbia, Kentucky 42728, EE.UU.

³Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias,

⁴Centro de Simulación y Modelos (CESIMO), Facultad de Ingeniería,
Universidad de Los Andes. Mérida 5101, Venezuela.

Recibido: 02-10-00 Aceptado: 30-03-01

Resumen

Se analizó el efecto de las aberturas del dosel sobre el espectro de la luz recibida en el sotobosque de la selva nublada de La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, en Los Andes de Venezuela. Se midieron 22 puntos en el sotobosque en dos transectas de 40 m con direcciones Este-Oeste (EW) y Norte-Sur (NS) intersectadas en su punto medio. Para cada punto, se analizó la imagen digital del 60% de una fotografía hemisférica del dosel, tomada desde el sotobosque. De cada imagen se calculó el porcentaje de área abierta del dosel (PAA) y de hojas reflectoras (AFR), así como de seis métricas de fragmentación de las aberturas del dosel: su número (NA), densidad (DA), área media (AMA), índice de abertura máxima (IAM), media del índice de forma (MIF), y media de la dimensión fractal (MDF). Estas variables, más el índice de área foliar (IAF) medido en el campo, se seleccionaron como variables estructurales. Valores bajos de PAA revelaron condiciones de sombra y su correlación con AFR indicó que la luz reflejada por las hojas hacia el sotobosque disminuye con la reducción del área de aberturas. El IAF resultó independiente de las medidas de aberturas del dosel. El área abierta se encuentra muy fraccionada, con muchas aberturas pequeñas y de forma irregular. Los espectros de transmitancia del dosel (razón entre la luz en el sotobosque y la incidente sobre el dosel) indican también condiciones de sombreado, con atenuación fuerte en la banda fotosintética y un flanco de subida cerca de 700 nm. Los espectros en la transecta NS mostraron mayor magnitud y menor variabilidad que en la EW. Se observaron dos máximos prominentes, el mayor en el rojo lejano y el otro en el verde. Como variables espectrales, se seleccionaron los dos picos y sus flancos; las variables del verde resultaron relacionadas con las del rojo lejano. Un análisis canónico de correlación indicó que existe relación entre las variables espectrales y las estructurales. En la transecta NS la relación más fuerte fue del pico en el rojo lejano con el PAA, pero en la EW, la relación más fuerte fue del pico en el verde con el IAM y el NA. Debido a que el IAM es mucho mayor en la transecta EW, con valores menores de PAA y NA, el tamaño de la abertura máxima pudiera incidir en las características espectrales. No se detectaron relaciones entre el IAF y las variables espectrales, sugiriendo que el espectro de la luz en el sotobosque de esta selva está controlado por el área de aberturas, su distribución y su forma, más que por la luz transmitida por las hojas.

Palabras clave: Aberturas del dosel; Andes; espectro; luz; radiación solar; selva nublada; Venezuela.

* Autor para la correspondencia. E-mail: acevedo@unt.edu

Canopy gaps and understory light spectrum in a Venezuelan Andean cloud forest

Abstract

The effect of canopy gaps on the spectral characteristics of light received by the understory of a cloud forest was studied at La Mucuy, Sierra Nevada National Park, in the Venezuelan Andes. Measurements were taken at 22 points along two 40m transects oriented in the east-west (EW) and north-south (NS) directions and that intersected at the middle. For each point, a digital image of 60% of the area of a hemispherical photograph was analyzed calculating the percent of gap area (PAA) and reflecting foliage (AFR), as well as six canopy gaps fragmentation metrics. These metrics were: number of gaps (NA), gap density (DA), mean area of gaps (AMA), largest gap index (IAM), mean shape index (MIF) and mean fractal dimension (MDF). These variables, in addition to leaf area index (IAF) measured in the field, were selected as variables to represent canopy structure. Low values of PAA revealed shaded conditions; its correlation with AFR indicated that light reflected by the foliage towards the understory decreased with a reduction in gap area. The IAF resulted independent of the other structural variables. The area in gaps was found to be highly fragmented in many small and irregularly shaped gaps. Canopy transmittance (ratio of understory over incident light) spectra indicated shaded conditions with strong attenuation in the photosynthetic range and a steep slope near 700 nm. The spectra taken along the NS transect showed a larger magnitude and lower variability than in the EW transect. Two prominent peaks were observed and found to be correlated, one in the far red and another in the green. These two peaks and their corresponding slopes were selected to represent spectral characteristics. A canonical correlation analysis indicated a relationship between the structural and spectral variables. In the NS transect the strongest relationship was for the peak in the far red with PAA, but in the EW transect, the strongest relation was for the peak in the green with IAM and NA. Since IAM is very large in the EW transect, with low PAA and NA, the size of the largest gap may affect the understory spectral characteristics. No relationship was found between IAF and the spectral variables, suggesting that the understory light spectrum in this forest site is controlled by the area in gaps, its size distribution and shape, rather than by light transmitted through the foliage.

Key words: Andes; canopy; cloud forest; gap; light; solar radiation; spectra; Venezuela.

Introducción

Las selvas presentan una compleja matriz de micrositios, con ambientes lumínicos cambiantes y heterogéneos, condicionados por la estructura y diversidad de la vegetación, las condiciones meteorológicas, la posición topográfica, la época del año y la hora del día (1, 2). Los estudios sobre características lumínicas en las selvas tropicales se han centrado en el análisis de la intensidad de la radiación fotosintéticamente acti-

va, relacionándola con regeneración y tasas de asimilación de carbono por las plantas, así como comparando las condiciones entre el sotobosque y claros de diversos tamaños (2-7).

El conocimiento de las características espectrales de la luz en el sotobosque es necesario para comprender la morfogénesis y fisiología de las plantas que crecen en este ambiente (1, 8-18). En cualquier punto del sotobosque de una selva, la distribución es-

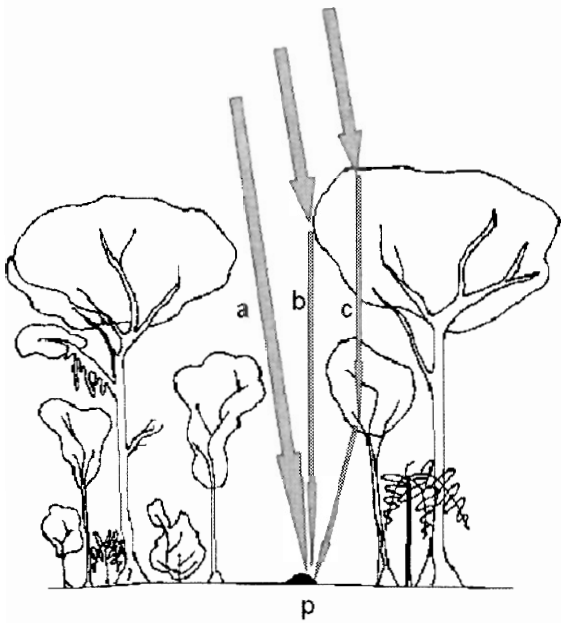


Figura 1. Diferentes componentes de radiación que contribuyen a la composición espectral en un punto P del sotobosque: a) luz que llega directamente desde las aberturas, b) luz reflejada por las hojas, c) luz transmitida por las hojas.

pectral de la luz depende del tipo de radiación que recibe. Esa radiación es una combinación de: a) la luz que llega directamente del cielo o del sol a través de las aberturas (huecos) existentes en el dosel, b) de la luz reflejada por el follaje, por las cortezas leñosas y la hojarasca, y c) de la luz transmitida a través del follaje (Figura 1). Endler (1), propuso un modelo predictivo de la importancia de las cuotas de luz directa del cielo y luz modificada por la vegetación, según el cual la variable determinante del tipo de radiación con la cuota más importante es la proporción del área del dosel ocupada por las aberturas. Sin embargo, la relevancia de la geometría de esas aberturas en la luz del sotobosque, ha sido enfocada principalmente hacia el análisis de los rayos de sol y su importancia fotosintética (2, 17, 19- 21) y a las estimaciones del índice de área foliar (22, 23) antes que a las características espectra-

les del ambiente lumínico de ese estrato del bosque.

Las selvas de montañas tropicales han sido poco estudiadas en relación a sus características lumínicas (1, 24). Sin embargo, para algunos de estos sistemas, como por ejemplo las selvas nubladas, la luz es uno de los factores ambientales más críticos desde el punto de vista de la fisiología de las plantas. Las especies que crecen en el sotobosque reciben luz que ha pasado por dos filtros: el primero debido a la frecuente capa de nubes bajas característica de estas selvas y el segundo, debido al dosel que la luz debe atravesar antes de llegar al estrato inferior. Las selvas nubladas andinas presentan una estructura compleja, con estratos de distribución irregular, que determinan una repartición heterogénea del área foliar y en consecuencia, de las aberturas dejadas entre el follaje.

En este trabajo, se analiza el efecto de algunas variables estructurales del dosel de una selva nublada sobre las características espectrales de la luz recibida en el sotobosque. Como variables estructurales se utilizarán el índice de área foliar y otras relacionadas con las aberturas del dosel, analizadas a partir de fotografías hemisféricas, mientras que las espectrales serán seleccionadas a partir de características prominentes de los espectros de la luz en el sotobosque.

Materiales y Métodos

El área de estudio

Este estudio se realizó en La Mucuy (8° 38' N, 70° 02' W), a 2300 m, en el Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida, en los Andes de Venezuela. La vegetación corresponde a una selva nublada montano-alta, la cual se desarrolla en un ambiente muy húmedo y con alta nubosidad. Su estructura es muy compleja: tiene un dosel abierto e irregular que alcanza 20-30 m, que se sobrepone a árboles menores con al-

turas de 6 a 15 m y a árboles pequeños y arbustos entre 1 y 6 m, todos ellos con una alta masa de epífitas de alta diversidad. Las especies de árboles más frecuentes incluyen *Clusia multiflora*, *Guettarda steyermarkii*, *Laplacea fruticosa*, *Alchornea triplinervia*, *Oreopanax moritzii*, *Sapium stylare* y *Billia columbiana*. Entre las especies más comunes en el sotobosque se encuentran *Palicourea demissa*, *Psychotria aubletiana*, *Solanum meridense*, *Monochaetum meridense*, *Fuchsia venusta* y *Chusquea fendleri*. Las epífitas más frecuentes son *Tillandsia tetrantha*, *T. biflora*, *Epidendrum dendrobii*, *Oncidium falcipetalum* y *Peperomia microphylla* (25, 26).

Climáticamente, el área de estudio se caracteriza por temperaturas medias anuales que varían poco alrededor de 14°C. La precipitación anual oscila entre 1700 y 3500 mm, con un patrón tetraestacional cuyos dos picos ocurren uno entre abril y mayo y el otro entre octubre y noviembre, ambos entre 300 y 360 mm mensuales. Los meses con menores precipitaciones son enero y febrero, con menos de 50 mm mensuales, y junio y julio con 100-150 mm mensuales. La humedad relativa es muy alta, fluctuando entre 80 y 100%. La mayor parte del año, se forma una capa de nubes bajas y neblina durante la tarde hasta medianoche (27).

Transectas de muestreo

Se trazaron dos transectas de 40 m a lo largo de direcciones Este-Oeste (EW) y Norte-Sur (NS), intersectadas en su punto medio (Figura 2). Para garantizar un ambiente de sotobosque, las transectas fueron trazadas lejos de los claros grandes. El punto más cercano a un claro fue el 1E, ubicado a 10 m del borde de un claro de aproximadamente 50 m de diámetro. Los puntos de muestreo distaron 4 m entre sí, para un total de 11 puntos por transecta, compartiendo el punto medio de intersección (6C en la Figura 2). En el texto, se hace referencia a este punto

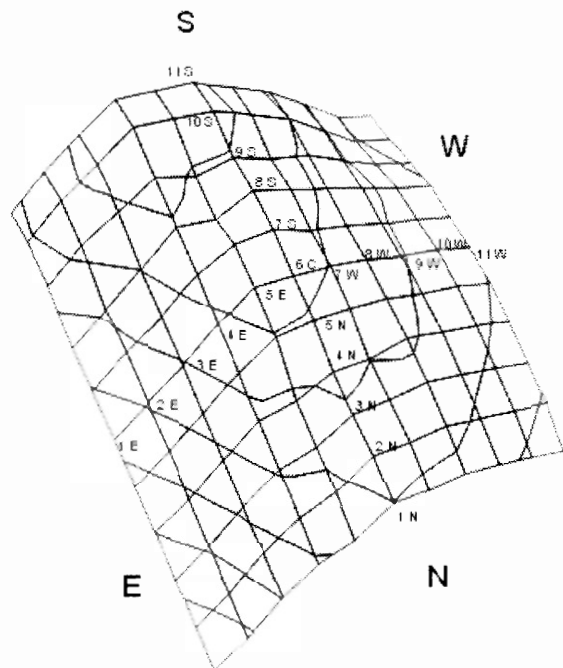


Figura 2. Topografía del área de trabajo, mostrando la disposición de las transectas y los puntos de muestreo, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela. Los lados de los cuadrados corresponden a 4 m.

con la notación 6N y 6E (según se hable de la transecta NS o EW respectivamente), ya que, en este punto, las variables espectrales fueron tomadas a horas distintas y por lo tanto tuvieron valores diferentes.

Las transectas están ubicadas en la vertiente NW de la Sierra Nevada, sobre una ladera con pendientes entre 20 y 30°. En la transecta NS se sube gradualmente desde el punto extremo 1N hasta el extremo 11S, alcanzando la máxima elevación en el punto 10S. La diferencia máxima de elevación en la transecta NS es de 6,8 m. La transecta EW tuvo dos vertientes, una orientada al Este (E) y otra al Oeste (W), siendo 5E su punto más alto. La vertiente E (entre 1E y 5E) presentó un desnivel de 6,4 m, mientras en la vertiente W (entre 5E y 11W) el desnivel fue de 4,8 m.

Variables estructurales del dosel: mediciones y procesamiento

En cada uno de los puntos de muestreo, a una altura de 1 m, el 1° de marzo de 1997 se tomó una fotografía hemisférica (ángulo de visión de 180) mirando hacia el dosel con un lente "ojo de pescado" (Canon EF 15 mm f/2.8) instalado en una cámara de 35 mm (Canon EOS) para estudiar las características de las aberturas en el dosel. Las fotos resultantes fueron rectangulares, con un tamaño de 36 x 24 mm, siendo la diagonal 43 mm y su área 864 mm². De acuerdo con el fabricante del lente (Canon), este rectángulo está inscrito en la fotografía hemisférica circular de 43 mm de diámetro, con área de 1452 mm². Por lo tanto, la fracción del área cubierta por la imagen rectangular, utilizada en este trabajo, es de aproximadamente 60% de la foto hemisférica original. Las fotos hemisféricas no fueron tomadas con orientación constante, por lo tanto no pueden usarse para el cálculo de trayectoria solar sobre el dosel. Sin embargo, esto no afecta el análisis comparativo de características estructurales del dosel entre diferentes puntos de las transectas (28). Las fotos fueron tomadas entre 11:30 y 12:00 h en la transecta NS, y entre 12:30 y 13:30 h en la EW.

Cada foto hemisférica se digitalizó mediante un "scanner" (Nikon Coolscan) para obtener una imagen formato TIF con resolución de 1200 pixels por pulgada y de 8 bits; por tanto cada pixel puede tener un valor digital de 0 hasta 255 (de negro hasta blanco, respectivamente). Se analizaron los histogramas de valor o intensidad de los pixels de cada imagen por medio de un programa de procesamiento gráfico (Adobe Photoshop, con resolución de 600 pixels por pulgada), en conjunto con una revisión del valor de los pixels correspondientes a los diferentes elementos (aberturas, follaje y troncos) de la imagen. Como resultado, se seleccionaron dos gamas de intensidad, una de 90 a 230, correspondiente a tonos grises claros que representan las hojas reflectoras (que refle-

jan luz hacia el sotobosque) y otra de 230 a 255, correspondiente a tonos blancos que representan las aberturas del dosel. El número de pixels en cada una de estas gamas se dividió entre el total de pixels en la imagen para obtener el porcentaje del área de la imagen ocupada por hojas reflectoras (AFR) y por aberturas del dosel (PAA).

Adicionalmente, cada imagen TIF fue convertida a una imagen formato vectorial de un sistema de información geográfica (Arc-Info), donde todos los pixels contiguos con el mismo valor dentro del rango de valores correspondientes a aberturas desde 230 hasta 255, fueron unidos formando polígonos. Cada uno de estos polígonos representa un hueco del dosel y el número de pixels que lo constituyen es proporcional a su área. Esta imagen vectorial fue procesada a su vez, por el programa FRAGSTATS (29) para determinar métricas de fragmentación o fraccionamiento del área de aberturas del dosel. El área total analizada fue el área de la foto, todas las demás áreas están dadas en relación a este área total y por consiguiente sus unidades son relativas. Las métricas seleccionadas fueron las siguientes: a) número de aberturas (NA); b) densidad de aberturas (DA), calculada como número de aberturas dividido entre el área total abierta; c) área media de las aberturas (AMA); d) índice de abertura máxima (IAM), calculado como el área de la abertura más grande dividida entre el área total abierta y expresado en porcentaje, f) media del índice de forma de las aberturas (MIF) calculada como la media del cociente del perímetro de las aberturas entre la raíz cuadrada del área abierta, g) media de la dimensión fractal de las aberturas (MDF).

Las medidas del índice de área foliar (IAF) fueron realizadas en cada uno de los puntos de muestreo del sotobosque utilizando un Plant Canopy Analyzer LAI-2000 de LI-COR. En cada punto se midió una secuencia de tres repeticiones intercaladas entre dos medidas de referencia hechas en el claro grande cercano mencionado anterior-

mente, con una diferencia máxima de 5 minutos entre el primero y el último dato. Por razones logísticas, las medidas fueron tomadas en dos momentos diferentes: aproximadamente la mitad de los puntos fueron medidos el 20 de octubre de 1997 y el resto el 02 de febrero de 1998. Sin embargo, en este último día pudo repetirse la medida de cinco puntos, lo que permitió establecer una relación del cambio ocurrido en ese índice por tener datos de momentos climáticamente distintos. En base a estos cinco puntos, se calculó una diferencia promedio del 16,9% entre los datos de ambas épocas y se corrigió en consecuencia los valores de octubre para ajustarlos a las medidas correspondientes al mes de febrero (acorde con la fecha de las medidas de espectros lumínicos a ser descritas más adelante).

Medición de espectros y procesamiento

Las medidas de espectros de luz fueron hechas utilizando un espectrómetro portátil de fibra óptica Ocean Optics SD-1000, el cual mide el espectro electromagnético entre el ultravioleta y el infrarrojo cercano, en un rango de 275 nm hasta 775 nm, con intervalos de medida de 0,5 nm y con una resolución (FWHM) de 10 nm, cuando es utilizado con una fibra de 0,2 mm de diámetro.

Los datos fueron tomados simultáneamente a través de dos canales con especificaciones semejantes, usando dos fibras ópticas del mismo diámetro (0,2 mm). Una de las fibras fue usada para coleccionar datos de referencia de luz incidente en el tope del dosel y para ello un extremo de la fibra fue instalado en el claro grande más cercano a las transectas. El extremo de la fibra se fijó en el ápice de una vara a 4 m del suelo y orientada de forma de tener un campo de visión de cielo no obstruido por la vegetación circundante. Esta fibra, de 50 m de longitud y 0,2 mm de diámetro, se mantuvo en el mismo punto del claro durante todas las mediciones. Sobre la misma vara y con la misma orientación, se fijó también un piranómetro LI-200SA de LI-COR.

La otra fibra, de 70 m de largo y 0,2 mm de diámetro, fue usada para coleccionar datos de luz en el sotobosque y para ello un extremo se fijó en el ápice de una vara de 1 m y fue trasladada hasta todos los puntos de las transectas, donde se midió apuntando el extremo de la fibra verticalmente hacia el dosel.

Los otros extremos de ambas fibras se conectaron a obturadores ópticos que permitían al operador bloquear la luz que llega al espectrómetro y así obtener medidas que se sustraen de los datos para eliminar la corriente de ruido de los dispositivos electrónicos del espectrómetro. Ambos obturadores se conectaron al espectrómetro usando fibras de 1 m de largo y del mismo diámetro (0,2 mm), con el propósito de tener una resolución espectral idéntica para los dos canales. Al extremo de la fibra de muestreo del sotobosque se le colocó un difusor o corrector de coseno para obtener medidas hemisféricas (visión de 180°). Con el propósito de excluir la vegetación circundante y maximizar la captura de luz proveniente del cielo visible desde el claro, a la fibra de referencia no se le colocaron dispositivos ópticos adicionales, y por lo tanto, su campo de visión fue de 25°, el nominal para esta fibra.

Todas las medidas espectrales fueron tomadas el 20 de febrero de 1997, bajo condiciones que se listan en la Tabla 1. Durante todo el lapso de medidas el cielo se mantuvo despejado (sin nubosidad). Todas las medidas se realizaron entre las 11:10 y las 15:17 h (Tabla 1), en el entorno del mediodía solar, el cual ocurrió ese día alrededor de las 13:00 h. Ese lapso se escogió para que las medidas fuesen tomadas cuando el sol estuviese cerca del cenit (31, 32).

Los archivos de datos generados por el espectrómetro fueron procesados y convertidos en ASCII para análisis estadístico. Todas las señales o series espectrales, tanto de referencia como de sotobosque, fueron suavizadas por medio de un promedio móvil central de siete puntos. Se llamará "luz

Tabla 1

Cambios en la radiación total medida a diferentes tiempos en cada punto de las transectas Norte-Sur (NS) y Este-Oeste (EW), selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela.

Aunque 6N y 6E corresponden al mismo punto central de intersección de las transectas (6C); las medidas de radiación y espectrales, difieren por haber sido tomadas a horas distintas

	Puntos de Transecta										
	1N	2N	3N	4N	5N	6N	7S	8S	9S	10S	11S
Radiación (watt m ⁻²)	922	908	920	920	946	902	780	770	770	550	780
Hora	14:44	14:40	14:36	14:31	14:16	14:50	14:52	14:58	15:10	15:15	15:17
	1E	2E	3E	4E	5E	6E	7W	8W	9W	10W	11W
Radiación (watt m ⁻²)	997	1008	1058	1070	1080	1083	996	960	1068	1072	1070
Hora	11:10	11:12	11:32	11:39	11:49	11:59	12:08	12:13	12:02	12:25	12:36

transmitida por el dosel" a aquella compuesta por: a) la que pasa por las aberturas, b) la reflejada hacia el sotobosque por las hojas, troncos y hojarasca, y c) la transmitida por el follaje (Figura 1). El porcentaje de luz transmitida por el dosel en cada longitud de onda, se obtuvo dividiendo el valor de la muestra tomada en el sotobosque entre la muestra de referencia tomada en el claro (fuera del dosel) en esa misma longitud de onda. Este cociente fue llamado "transmitancia del dosel", para diferenciarlo de la transmitancia del follaje que se refiere a la luz transmitida por las hojas (componente c en la Figura 1). Se seleccionaron los picos y flancos del espectro de la transmitancia del dosel en cada punto de muestreo para conformar variables espectrales que resuman las características prominentes de estos espectros.

Sólo se consideró el espectro de los puntos del 1N al 10S en la transecta NS, del 3E al 7W, el 9W y el 11W en la EW; el resto se descartó debido a lecturas anómalas en alguno de los dos canales.

Análisis de variables estructurales y espectrales

El conjunto de variables estructurales fue analizado para buscar posibles relaciones

entre ellas, y así determinar las más representativas para ser relacionadas con los espectros. Con este propósito, se realizó un análisis de componentes principales y numerosos análisis de regresión simple entre pares de variables.

Usando regresión simple, se determinaron también las posibles relaciones entre las variables espectrales entre sí, y se decidió cuáles variables utilizar para estudiar su relación con las variables estructurales. Con esto, se determinó un conjunto reducido de variables para realizar un análisis canónico de correlación, donde las variables independientes fueron las estructurales y las dependientes fueron las espectrales. Posteriormente, se relacionó cada una de las variables espectrales con las variables estructurales por medio de regresión múltiple y se examinó con más detalle las posibles relaciones usando regresión simple.

Resultados y Discusión

Variables estructurales del dosel

En una de las fotografías hemisféricas del dosel de la selva nublada de La Mucuy, se muestra un ejemplo de la visión desde el sotobosque (Figura 3). Los resultados del

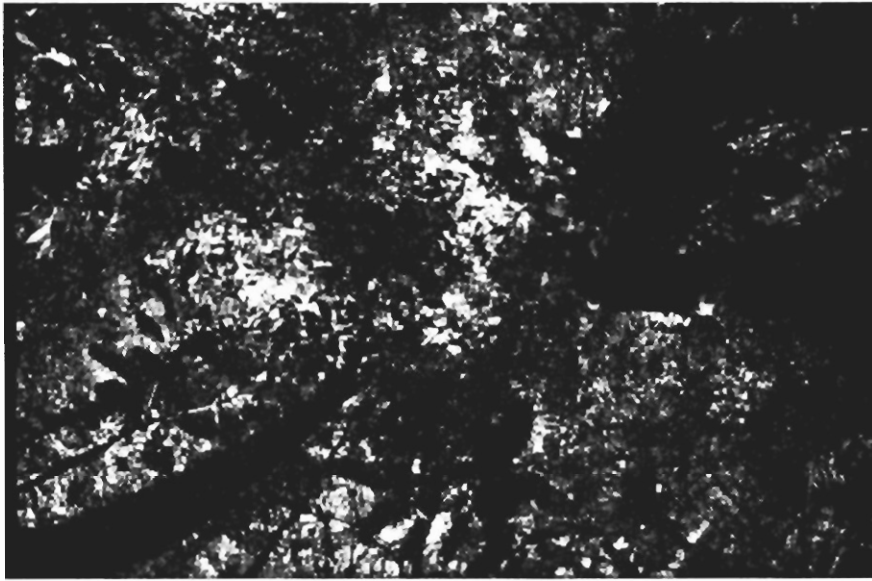


Figura 3. Ejemplo de distribución de aberturas en el dosel: foto hemisférica mostrando características del punto 2N, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela.

análisis del área ocupada por aberturas y su distribución, a partir de las fotografías hemisféricas, pueden verse en las Tablas 2 y 3. Se observa que el porcentaje de área abierta (PAA) varía entre 1,20 y 5,19% en la transecta NS y entre 1,13 hasta 2,81% en la transecta EW, siendo la media y desviación estándar del PAA mayor en la transecta NS que en la EW (Tabla 2). Los valores altos de la media y la desviación en la transecta NS, se deben a los valores elevados en los puntos 5N y 9S, siendo el resto de los puntos menores del 3%. Ninguna de las variables consideradas en la Tabla 2 muestra una respuesta significativa (usando prueba t) con respecto a las diferencias de orientación de pendiente de las vertientes E y W de la transecta EW. La baja proporción de aberturas (menor del 5%) revela que el sotobosque de esta selva se encuentra en condiciones de "sombra", según la caracterización de Endler (1), y debería recibir una cuota de luz modificada por la vegetación suficientemente alta como para ser reconocida en el espectro de cualquier punto. En este estudio se examinan sólo parcialmente estas predicciones, porque las fotografías utilizadas

aquí sólo ocupan un 60% del área circular de la fotografía hemisférica (20).

El porcentaje de hojas reflectoras (AFR) varió entre 4,0 y 16,6%, mostrando la misma tendencia de variación entre puntos que las aberturas (Tabla 2). De hecho, una regresión simple entre ambas variables (AFR como función de PAA) muestra que están estrechamente relacionadas ($R^2 = 0,82$, $p = 4,65 \times 10^{-9}$). Esto indica que, la contribución de la luz reflejada por las hojas hacia el sotobosque, disminuye con la reducción de la proporción del área abierta.

Comparando la regresión entre las transectas NS y EW, se obtiene para el NS ($R^2 = 0,84$, $p = 6,96 \times 10^{-5}$, coef = 0,32) y para el EW ($R^2 = 0,81$, $p = 1,45 \times 10^{-4}$, coef = 0,19). Esto significa que el AFR aumenta en mayor proporción con el PAA en la transecta NS que en la EW (coeficientes 0,32 y 0,19 respectivamente). Esta diferencia se puede explicar por el ángulo de inclinación del sol (en relación al horizonte), el cual fue menor mientras se tomaron las fotos de la transecta NS (entre 11:30 y 12:00 h). Por el contrario, las de la transecta EW fueron tomadas